

ARTÍCULO DE INVESTIGACIÓN / RESEARCH ARTICLE

DESARROLLO EMBRIONARIO DE *Gonatodes albogularis* (SPHAERODACTYLIDAE): TABLA DE DESARROLLO

Embryonic Development of *Gonatodes albogularis* (Sphaerodactylidae): Table of Development

Fabián Mauricio SANDOVAL-JAIMES¹, Martha Patricia RAMÍREZ-PINILLA^{1*}

¹ Laboratorio de Biología Reproductiva de Vertebrados, Escuela de Biología, Universidad Industrial de Santander, Bucaramanga, Colombia, correo electrónico: FMS-J, fabianm26@gmail.com, MPR-P, mpramir@uis.edu.co.

* For correspondence: mpramir@uis.edu.co

Recibido: 16 de diciembre de 2022. **Revisado:** 26 de enero de 2023. **Aceptado:** 12 de marzo de 2024

Editor asociado: Xavier Marquinez

Citation/ citar este artículo como: Sandoval-Jaimes, F.M. y Ramírez-Pinilla, M.P. (2024). Desarrollo embrionario de *Gonatodes albogularis* (Sphaerodactylidae): tabla de desarrollo. *Acta Biol. Colomb.*, 29(3), 67-81. <https://doi.org/10.15446/abc.v29n3.102002>

RESUMEN

El estudio del desarrollo embrionario animal es de gran interés como base para estudios comparativos a nivel anatómico, fisiológico y evolutivo. El gecko de cabeza amarilla *Gonatodes albogularis* es un lagarto enano diurno con una amplia distribución en el Neotrópico; pocos estudios se han llevado a cabo sobre la biología reproductiva y el desarrollo embrionario en esta especie; no se tienen tablas de desarrollo para la especie y en solo un estudio se observan diagramas generales y descripción del desarrollo vertebral en otra especie de la familia Sphaerodactylidae. Realizamos la caracterización morfológica externa de una serie de desarrollo embrionario de esta especie, llevando registro mediante fotografías y gráficas vectoriales, de diecisiete estadios del desarrollo a partir de sesenta y cuatro embriones obtenidos de huevos de nidos comunales y la disección de hembras grávidas. El primer estadio encontrado se estableció previo a la oviposición y el último fue descrito inmediatamente antes de la eclosión. El desarrollo embrionario de *G. albogularis* sigue el patrón conocido para otros geckos y escamados, existiendo tiempos relativos de desarrollo diferentes para algunos de los caracteres externos observados.

Palabras clave: Embriología, Gecko de cabeza amarilla, Morfología, Squamata.

ABSTRACT

The study of animal embryonic development is of great interest because of the usefulness of this information as a basis for comparative studies at the anatomical, physiological, and evolutionary levels. The yellow-headed gecko *Gonatodes albogularis* is a dwarf diurnal gecko with a wide distribution in the Neotropics; few studies have been carried out on reproductive biology and embryonic development in this species and there are no developmental tables for the species and only one study shows general diagrams and descriptions of vertebral development in another species of the family Sphaerodactylidae. We performed the external morphological characterization of a series of embryonic development of this species by documenting seventeen stages of development from sixty-four embryos obtained from communal nest eggs and dissection of gravid females using photographs and vector graphs. The first stage found was before oviposition and the last stage described is immediately before hatching. The embryonic development of *G. albogularis* follows the pattern known for other geckos and squamates, with different relative developmental times for some of the external characters observed.

Keywords: Embryology, Morphology, Squamates, Yellow-headed gecko.

INTRODUCCIÓN

Gonatodes albogularis (Dumeril y Bibron, 1836), comúnmente conocido como gecko de cabeza amarilla, es una especie diurna con amplia distribución en Centroamérica, el norte de Suramérica y el estado de Florida (Uetz *et al.*, 1995; Krysko y Daniels, 2005). Se caracteriza por tener dicromatismo sexual, teniendo los machos una coloración amarilla en la región de la cabeza y las hembras una coloración críptica (Rivero-Blanco, 1964).

La biología reproductiva de los geckos de la familia Sphaerodactylidae ha sido poco estudiada, en particular para *G. albogularis*, Serrano-Cardozo *et al.* (2007) encontraron que en una población de esta especie los machos y las hembras tienen reproducción continua, las hembras ponen un único huevo por cada postura, y pueden ser grávidas y vitelogénicas simultáneamente, de manera que pueden poner continuamente varios huevos en el año. Adicionalmente esta especie utiliza nidos comunales en los cuales la misma o varias hembras ponen sus huevos en el mismo sitio (Serrano-Cardozo *et al.* 2007; Jablonski, 2015; Carvajal-Ocampo *et al.*, 2019). Así mismo, son pocos los estudios sobre desarrollo embrionario en la familia: en los géneros *Aristelliger* y *Teratoscincus* el desarrollo de los huesos parafrontales (Griffing *et al.*, 2018); en *Sphaerodactylus argus* (Gosse, 1850) la formación de la retina del ojo (Guerra-Fuentes *et al.*, 2014) y de las vértebras (Werner, 1971), y para *G. albogularis* se estudió el patrón de osificación de las extremidades (Leal *et al.*, 2010).

Las tablas de desarrollo son una herramienta que permite reconocer y documentar los cambios morfológicos por los que pasa un embrión durante su proceso de desarrollo, siendo especialmente útiles durante estudios comparativos que pretenden dilucidar el origen y evolución de las variaciones morfológicas en linajes filogenéticos (Hubert, 1985; Wise *et al.*, 2009; Fabrezi *et al.*, 2017). En reptiles escamados la tabla de desarrollo de la lagartija *Zootoca vivipara* (Lacertidae, Lichtenstein 1823) se ha convertido en el estándar para la clasificación de los estadios embrionarios en lagartos (Dufaure y Hubert, 1961). En años recientes se han desarrollado tablas de desarrollo para reptiles (e.g. Jackson, 2002; Sanger *et al.*, 2008; Noro *et al.*, 2009; Wise *et al.*, 2009; Peterka *et al.*, 2010; Roscito y Rodrigues, 2012; Khan Noon, 2015; Khan Noon y Zahradnicek, 2017; Jerez *et al.*, 2020, ver compilación en la Tabla 2 de Fabrezi *et al.*, 2017). Particularmente, ha habido mayor interés en realizar tablas de desarrollo en Gekkota, especialmente por su posición filogenética basal respecto a otros escamados (Pyron *et al.*, 2013), describiéndose, el desarrollo de *Paroedura picta* (Gekkonidae, Peters, 1854) en Noro *et al.* (2009), *Eublepharis macularius* (Eublepharidae, Blyth, 1854) en Wise *et al.* (2009) y más recientemente de *Tarentola annularis* (Phyllodactylidae, Geoffroy Saint-Hilaire, 1827) por Khan Noon (2015) y *Lepidodactylus lugubris* (Gekkonidae, Duméril y Bibron, 1836) por Griffing *et al.* (2019). La familia Sphaerodactylidae

aún no cuenta con este tipo de información, aunque una serie de diagramas no etiquetados sobre el desarrollo de *Sphaerodactylus argus* son observados en el trabajo pionero de Werner (1971).

Con el objetivo de complementar y continuar ampliando el conocimiento de la biología reproductiva y la embriología de los Sphaerodactylidae y los geckos en general se describen, con base en la morfología externa, los estados de desarrollo embrionario de *G. albogularis*, y se analiza comparativamente con el de otras especies de geckos, lagartos, reptiles y vertebrados.

METODOLOGÍA

Realizamos la colecta de *Gonatodes albogularis* en tres puntos del departamento de Santander, en el Cañón de las Iguanas zona rural del municipio de Girón (6°53'42" N, y 73°9'41" W), en el casco urbano del municipio de Pinchote (6°31'53" N, y 73°10'27" W) y en zona rural del municipio de Lebrija (7°9'12" N, y 73°14'3" W). Nos enfocamos en la obtención de huevos pre-oviposición y post-oviposición. Para la colección de los primeros, capturamos manualmente 28 hembras grávidas y en el laboratorio las eutanizamos con una inyección letal de lidocaína; extrajimos los huevos mediante disección abdominal. Adicionalmente, mantuvimos en terrarios acondicionados algunas hembras hasta la postura para determinar el estadio de desarrollo embrionario a la oviposición. Recolectamos la mayoría de los huevos a partir de nidos comunales en el campo, encontrados en grietas de paredes de las casas rurales, en medio de rocas y en otros lugares estrechos.

Abrimos los huevos con la ayuda de aguja y pinzas de disección y retiramos las membranas extraembrionarias y la yema, en lo posible, antes de la fijación de los embriones. Los embriones se fijaron con formol buferado al 5 % por 24 horas, posteriormente fueron conservados en etanol al 70 %, el cual fue reemplazado tras las primeras 24 horas. Las hembras capturadas y eutanizadas fueron fijadas en formol 10 %, preservadas en etanol 70 % e incluidas en la Colección Herpetológica del Museo de Historia Natural de la Universidad Industrial de Santander (UIS-R-3863 a UIS-R-3891).

Realizamos las observaciones morfológicas de los embriones para establecer la serie de estadios embrionarios con la ayuda de estereoscopio (Nikon SMZ645®) y microscopio (Nikon Eclipse 55i®), y los fotografiamos con una cámara (Canon EOS Rebel XS). Hicimos la determinación de los estadios de desarrollo embrionario siguiendo las tablas existentes de Dufaure y Hubert (1961), Sanger *et al.* (2008) y Wise *et al.* (2009) como referencia para el reconocimiento de morfología general en embriones de lagartos, adicionalmente revisamos los caracteres propuestos por Werneburg (2009) para embriones de vertebrados y específicamente para saurópsidos.

Tabla 1. Caracteres del desarrollo embrionario para especies de geckos y su relación con la tabla estandarizada de Dufaure y Hubert (1961). Se incluye el estadio dado por cada tabla y su correspondencia con la tabla estandarizada, entre paréntesis (St). *Gonatodes albogularis*, este trabajo; *Paoredura pictus*, D, días tras oviposición (Noro et al., 2009); *Eublepharis macularius* (Wise et al., 2009); *Tarentola annularis* (Khannoon, 2015); *Lepidodactylus lugubris* (Griffing et al., 2019); *Zootoca vivipara*, (Dufaure Y Hubert, 1961). St, estadio

Caracteres	<i>Gonatodes albogularis</i>	<i>Paoredura pictus</i>	<i>Eublepharis macularius</i>	<i>Tarentola annularis</i>	<i>Lepidodactylus lugubris</i>	<i>Zootoca vivipara</i>
Familia	Sphaerodactylidae	Gekkonidae	Eublepharidae	Phyllodactylidae	Gekkonidae	Lacertidae
Tubo neural						
Mesencéfalo	Ga5 (St28)	D3** (St29)	Em28 (St27)	Ta29 (St27)	Ll28 (St28)	St23
Telencéfalo	Ga9 (St32)	*	Em35 (St35)	*	Ll28 (St28)	St23
Cerrado	Ga9 (St32)	*	*	*	Ll32 (St32)	St34
Arcos branquiales						
Arcos aparecen	Ga4 (St27)	D0 (St23)	Em28 (St27)	Ta29 (St27)	Ll28 (St28)	St27
Arcos formados	Ga5 (St28)	D3 (St29)	Em30 (St30)	Ta30 (St31)	Ll29 (St29)	St30
Arcos fusionados	Ga9 (St32)	*	Em31 (St31)	Ta32 (St33)	Ll33 (St33)	St34
Corazón						
Visible	Ga2 (St23)	D0** (St23)	Em28 (St27)	Ta29 (St27)	Ll30(St30)	St28
No visible	Ga10 (St34)	D20** (St33)	Em34 (St34)	Ta33** (St34)	Ll34 (St34)	St35**
Ojo						
Vesícula óptica	Ga3 (St26)	D1 (St26)	Em28 (St27)	Ta29 (St27)	Ll28 (St28)	St23
Fisura corioidea cerrada	Ga5 (St28)	*	Em29 (St29)	Ta30 (St31)	Ll31 (St31)	St30
Pigmentación (aparece)	Ga5 (St28)	D4 (St30)	Em30 (St30)	Ta31 (St32)	Ll29 (St29)	St30
Pigmentación (oscura)	Ga10 (St34)	D8 (D30)	Em31 (St31)	Ta32 (St33)	Ll33 (St33)	St31
Oído						
Vesícula ótica	Ga3 (St26)	D0 (St23)	Em28** (St27)	Ta29 (St27)	Ll29(St29)	St25
Canal auditivo abierto	Ga15 (St38)	*	Em37** (St36)	Ta36** (St36)	Ll35 (St35)	*
Extremidades						
Yema de m. anterior	Ga6 (St29)	D2 (St27)	Em28 (St27)	Ta29 (St27)	Ll28 (St28)	St27
Yema de m. posterior	Ga6 (St29)	D3 (St29)	Em29 (St29)	Ta29 (St27)	Ll28 (St28)	St27
Paleta digital	Ga31 (St31)	D14 (St31)	Em31 (St31)	Ta31 (St32)	Ll32 (St32)	St31
Condensación de dígitos	Ga10 (St34)	D14 (St31)	Em34 (St34)	Ta32 (St33)	Ll33 (St33)	St33
Tejido interdigital presente	Ga11 (St34)	D22 (St33)	Em33 (St33)	Ta33 (St34)	Ll33 (St33)	St35
Tejido interdigital ausente	Ga13 (St36)	D28 (St36)	Em36 (St35)	Ta35 (St35)	Ll36 (St36)	St37
Esbozo de garras	Ga13 (St36)	D26** (St35)	Em37 (St36)	*	Ll37 (St37)	St36
Garras desarrolladas	Ga14 (St37)	D28 (St36)	Em37 (St36)	Ta35 (St35)	Ll39 (St39)	St38**
Cloaca						
Hemipenes visibles	Ga12 (St35)	D55 (St40)	*	*	Ll34 (St34)	St31
Pigmentación corporal						
Primeros esbozos	Ga14 (St37)	D30 (St37)	*	Ta36 (St36)	Ll37 (St37)	St35
Patrón de pigmentación	Ga16 (St39)	D40 (St39)	Em40 (St39)	Ta38 (St39)		St39
Pigmentación final			Em42 (St40)			St40
Escamas						
Esbozos			Em35 (St35)			St36
Completa			Em40 (St39)			St37
Rostro						
Narinas formadas			Em41 (St39)			*

*: Sin datos disponibles

** : Datos adquiridos por las imágenes publicadas

Con base en las observaciones y fotografías realizamos descripciones morfológicas y anatómicas de los embriones enfocándonos principalmente en caracteres del desarrollo de los ojos, arcos branquiales, tubo neural, somitas, de las extremidades, escamas y pigmentación. Comparamos estas características entre estadios sucesivos destacando sus similitudes y diferencias. Medimos los embriones usando las fotografías con Adobe Photoshop CS6, usando la herramienta regla. Medimos la longitud de los embriones desde el extremo más anterior de la cabeza, la protuberancia frontonasal o la mandíbula superior, dependiendo del estadio de desarrollo hasta el extremo más posterior del embrión (Longitud embrión, LE), hasta la cloaca entre los esbozos de las extremidades posteriores (Longitud rostro-cloaca, LRC); también se midió la longitud de la cola (LC) desde que empieza a aparecer hasta el su completo desarrollo. Además, medimos la longitud de las extremidades anteriores (LEA) y posteriores (LEP) desde que empiezan a aparecer en los embriones.

Con ayuda del software CorelDRAW X7 realizamos gráficos vectoriales que muestran y resaltan las características usadas para la descripción y determinación de los estadios de desarrollo en los embriones. Con esta información definimos una tabla de desarrollo para la especie.

Realizamos la recolección de las hembras y los huevos bajo el permiso marco de recolección de especímenes de especies silvestres de la diversidad biológica con fines de investigación científica no comercial (Autoridad Nacional de Licencias Ambientales ANLA, Resolución No. 0047 del 22 de enero del 2015).

RESULTADOS

Sesenta y cuatro embriones y de *G. albogularis* fueron observados en el desarrollo de este trabajo, estos fueron clasificados en 17 estadios, que incluyen desde fases tempranas de la organogénesis hasta individuos pre-eclosión. Los huevos de *Gonatodes albogularis* son blancos, de cáscara dura y tienen una forma elipsoidal, el eje mayor tiene entre 7 mm y 8,7 mm, y el eje menor entre 6,1 mm y 7,3 mm. De acuerdo con la tabla estandarizada de Dufaure y Hubert (1961, de acá en adelante DYH), la oviposición en *G. albogularis* ocurre hacia el estadio 23; en este estadio de la neurulación es posible distinguir somitas y un surco neural ya formado, la organogénesis apenas ha comenzado. A la eclosión, los neonatos se encuentran en el estadio 40 DYH en el que se han alcanzado todas las características morfológicas propias de la especie.

Estadio uno, pre-oviposición (21–22 DYH)

Tres embriones en estado de neurulación con una LE entre 1,6 mm y 2,2 mm (Fig. 1a,b). El embrión presenta una forma alargada; en la zona anterior es apreciable la torsión que diferencia a la zona de la cabeza que es cilíndrica y en la que no se observa externamente ninguna estructura. En la zona posterior del embrión, que es aún deprimida, se encuentra el blastoporo donde está finalizando la gastrulación.

En el dorso del embrión se destaca el surco neural que se encuentra abierto desde la región de la cabeza hasta la región posterior pero anterior al blastoporo. En la región media troncal son notables siete a ocho pares de somitas. En la región ventral anterior, una pequeña vesícula delinea un primer esbozo del corazón; el embrión está abierto y su borde ventral es curvo.

Estadio dos oviposición (23–25 DYH)

Dos embriones en estadio de organogénesis, cuyo LE es de 2,1 mm (Fig. 1c,d). El embrión se curva desde la región cefálica hasta la región posterior. La región de la cabeza es más protuberante y voluminosa; se ve claramente el abultamiento mesencefálico. Se delinea la vesícula óptica en la parte anterior de la región cefálica y más posteriormente en la región dorsolateral, se delinea muy levemente la vesícula ótica. En la zona dorsal de la cabeza es posible ver la región anterior del surco neural, el cual está abierto y recorre el dorso desde la región más anterior (frontonasal) hasta la zona más posterior, la cual tiene ahora forma cilíndrica. El número de somitas visibles aumenta a 11-15 pares. En la región ventral es notable el esbozo del corazón como un tubo externo bajo la cabeza.

Estadio tres (26 DYH)

Un embrión en estadio de organogénesis con LE de 4 mm (Fig. 1e-h). La flexión cervical, es aún más notable en la región dorsal y opuesta al corazón que está en formación en la región ventral; una curvatura ventral en la región posterior del embrión define el primer esbozo de la cola (Fig. 1e,f). En la región frontal de la cabeza se evidencia la vesícula óptica con la fisura coroidea, que corresponde al lugar donde la copa óptica aún no se ha cerrado (Fig. 1g,h). En la región dorsolateral anterior es apreciable la vesícula ótica. En el dorso, el surco neural continúa abierto y se extiende hasta el extremo de la región anterior del embrión en donde es más amplio; se observan 18 pares de somitas. En la región ventral anterior aparecen en formación los arcos branquiales, se definen los esbozos del primer y segundo arcos.

Estadio cuatro (27 DYH)

Un embrión en organogénesis con LE de 4,7 mm (Fig. 2a-f). En el ojo la fisura coroidea aún está abierta, sin embargo, ésta es más pequeña que en el estadio anterior (Fig. 2c,d). Se han formado completamente las vesículas óticas, que se observan como estructuras redondeadas definidas por tejido engrosado (Fig. 2e,f). El surco neural alcanza el frente del rostro. Bajo la cabeza, en la región ventral, se han formado y definido tres arcos branquiales, el primero o mandibular es el más protuberante pero aún no está claramente definido en los procesos mandibular y maxilar, el segundo o hioideo es de menor tamaño y el tercero que es el más pequeño (Fig. 2e,f).

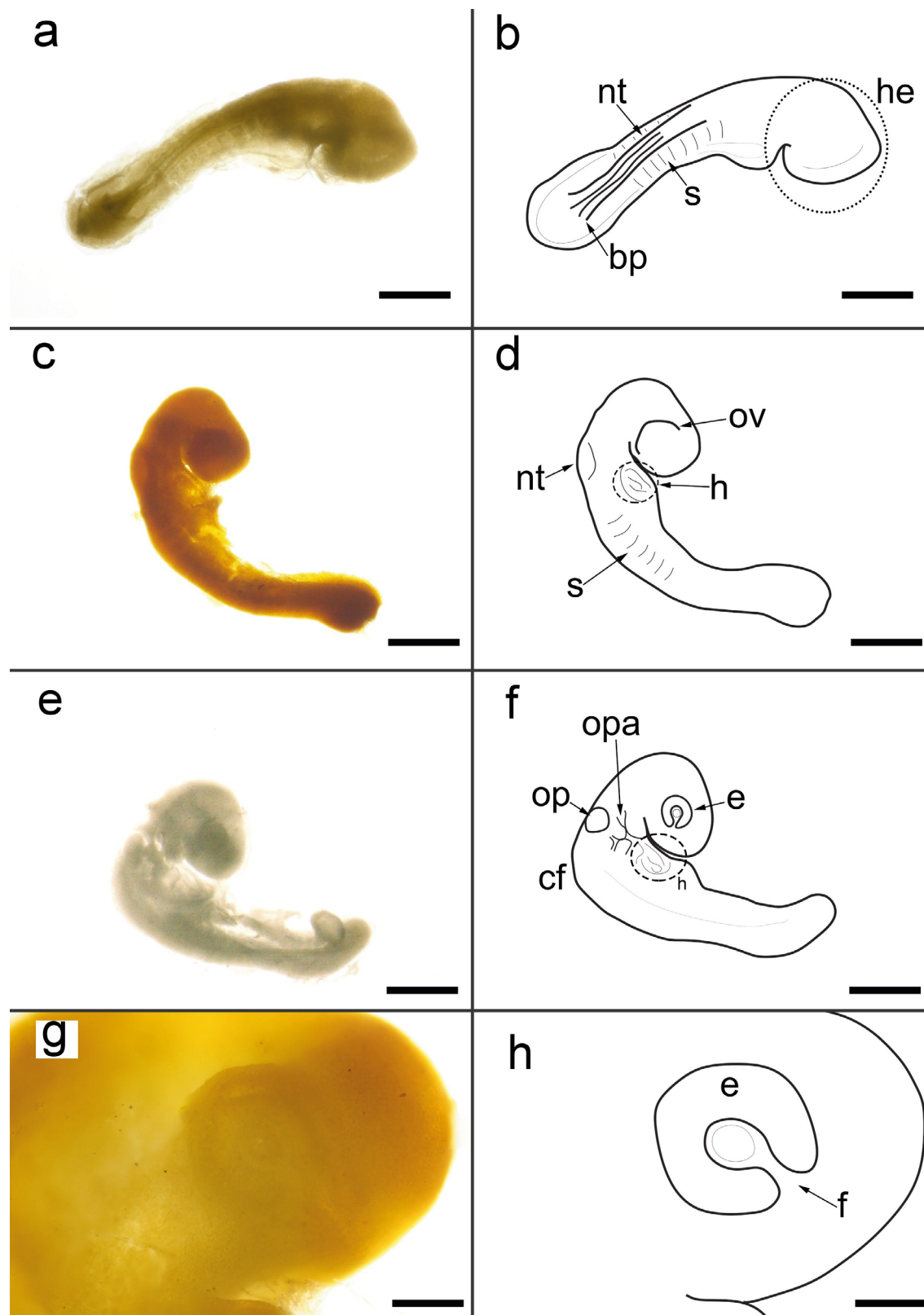


Figura 1. Embriones de *Gonatodes albogularis* en estadios 1 a 3. **(a, b)** estadio 1 Pre-oviposición; **(c, d)** estadio 2 a la oviposición; **(e – h)** estadio 3 post-oviposición, barra de escala 310 μm , **(g, h)** detalle de la región cefálica, barra de escala 150 μm . bp, labio posterior del blastoporo del proceso de gastrulación; cf, flexión cervical; e: esbozo de la copa óptica; nt: surco neural; f, fisura corioidea; h: corazón; he: cabeza; op: vesícula óptica; opa: esbozo arcos branquiales; ov: vesícula óptica; s: somitas.

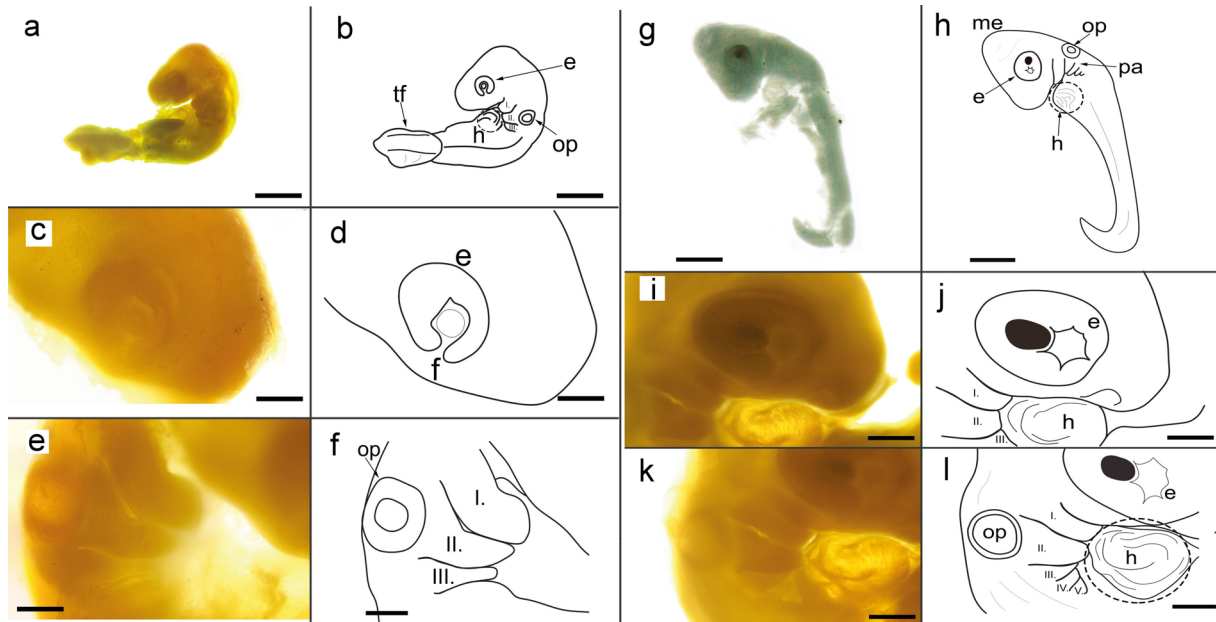


Figura 2. Embrión de *Gonatodes albogularis* en estadio 4. **(a, b)** vista general, la cola en el extremo posterior está doblada, barra de escala 880 μ m; **(c, d)** Detalle de la región del ojo, barra de escala 150 μ m. **(e, f)** Detalle de los arcos branquiales, barra de escala 150 μ m. e: esbozo del ojo; f: fisura corioidea; h: corazón; op: vesícula ótica; tf: flexión caudal; I: primer arco branquial; II: segundo arco branquial; III: tercer arco branquial. Embrión de *Gonatodes albogularis* en estadio 5. **(g, h)** vista general, barra de escala 700 μ m; **(i, j)** detalle de la región del ojo, barra de escala 310 μ m; **(k, l)** Detalle de la región de los arcos branquiales, barra de escala 310 μ m. e: Ojo; h: Corazón; op: Vesícula ótica; me: mesencéfalo; pa: arcos branquiales; I: primer arco branquial; II: segundo arco branquial; III: tercer arco branquial; IV: cuarto arco branquial; V: quinto Arco branquial.

Estadio cinco (28 DYH)

Un embrión en estadio de organogénesis, cuya LE es de 5,6 mm (Fig. 2j-l). En la parte frontal de la cabeza, la prominencia frontonasal, se definen los surcos nasolabiales como dobleces del tejido, estos presuntivamente darán origen a las narinas. La fisura corioidea se cierra completamente, con lo que el ojo empieza a pigmentarse, particularmente en la parte posterior; la región de la pupila tiene una ligera forma de estrella (Fig. 2i,j). En la zona de la cabeza el surco neural empieza a cerrarse y crecer, definiendo la protuberancia mesencéfálica, sin embargo, anterior a este ensanchamiento el surco neural es más amplio y aún abierto, mientras que en la región troncal permanece formando un canal estrecho. Se observan aproximadamente 30 somitas. Anterior a la protuberancia mesencéfálica, el rostro está dividido por un surco. El corazón aumenta de tamaño y el tejido en forma de tubo que lo conforma está bien definido (Fig. 2k,l). Se observan cinco arcos branquiales, el proceso mandibular del primer arco branquial se observa ventralmente hasta más allá de la línea media de la pupila, el proceso maxilar hacia la región ventral alcanzando el borde anterior del cristalino.

Estadio seis (29 DYH)

Dos embriones en organogénesis cuyas LRC son 5,5 mm y 5,6 mm (Fig. 3a-h). Las LC son 2,5 mm y 2,2 mm, mientras que las LEA de estos embriones son 0,7 mm y 0,6 mm,

y las LEP son 0,4 mm y 0,2 mm. Se observan los esbozos de los miembros anteriores y posteriores, siendo los anteriores algo más grandes que los posteriores (Fig. 3a,b,g,h). La protuberancia del mesencéfalo es más voluminosa respecto al estadio anterior (Fig. 3a,b). La superficie pigmentada del ojo aumenta, la zona posterior a la pupila tiene la mayor concentración de pigmentos. La pupila aún mantiene forma de estrella, aunque esta apariencia no es tan clara como en la etapa anterior (Fig. 3c,d). Las vesículas óticas son menos notables (Fig. 3e,f). El surco neural se hace más ancho en la zona anterior de la cabeza mientras que a lo largo del tronco se estrecha aún más, no es posible ya hacer un conteo claro de somitas, pero aproximadamente son 35 a 40. Anterior al mesencéfalo, el surco que dividía el rostro se empieza a cerrar y sólo está dividida la protuberancia frontonasal; los surcos nasolabiales son más pronunciados en la región frontonasal. Es posible diferenciar el enrollamiento de la cola hacia la región ventral (Fig. 3a,b).

Estadio siete (30 DYH)

Ocho embriones en estadio de organogénesis, cuyas LRC se encuentran entre 4 mm y 6,1 mm, la LC entre 2 mm y 2,5 mm, de LEA entre 0,5 mm y 0,79 mm y de LEP entre 0,35 mm y 0,69 mm (Fig. 3i-p). La protuberancia mesencéfálica es más abultada y adquiere forma de riñón. Los surcos nasolabiales empiezan a cambiar de posición hacia la zona ventral de la región frontonasal. El ojo tiene una pigmentación

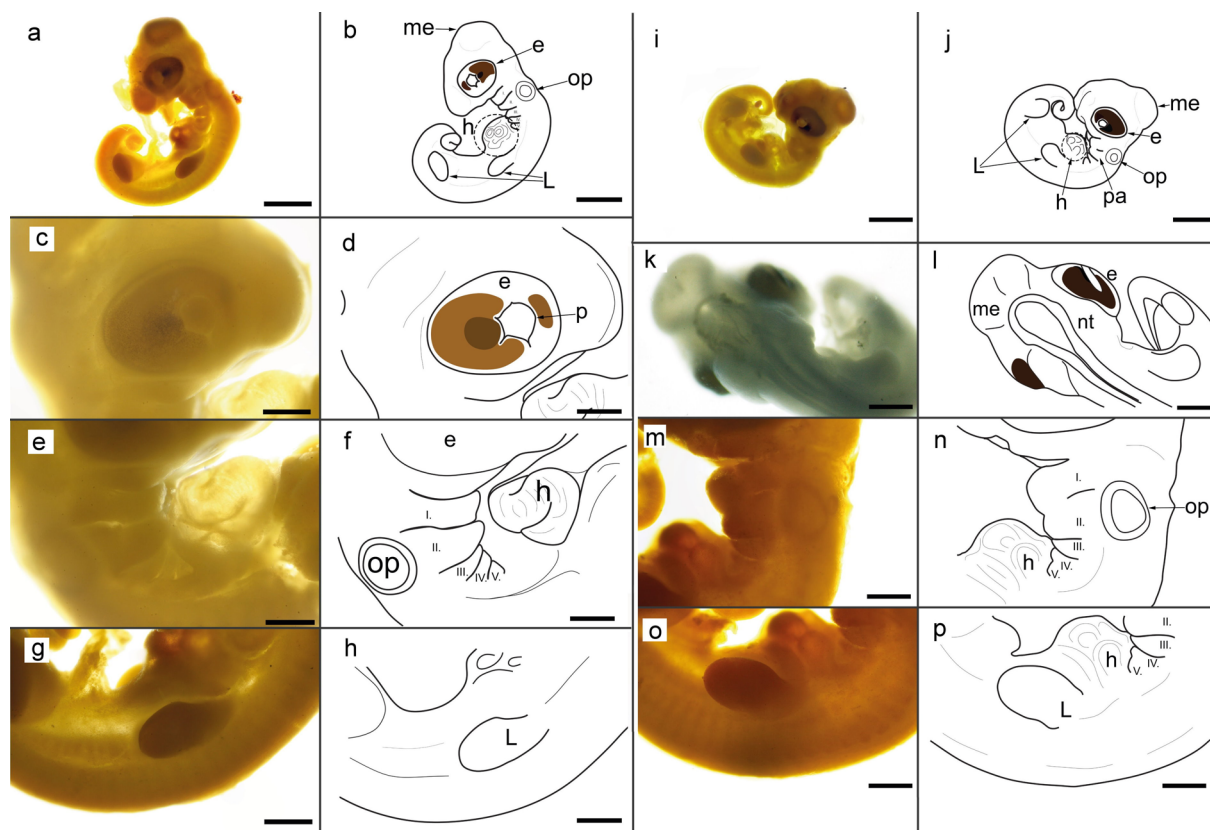


Figura 3. Embrión de *Gonatodes albogularis* en estadio 6. **(a, h)** Vista general, barra de escala 980 μm ; **(c, d)** Detalle de la región ocular, barra de escala 310 μm ; **(e, f)** Detalle de la región de los arcos branquiales, Barra de escala 310 μm ; **(g, h)** Detalle del esbozo de la extremidad anterior, barra de escala 310 μm . e: Ojo; h: Corazón; op: Vesícula ótica; me: mesencéfalo; L: extremidades; pa: arcos branquiales; p: pupila; I: primer arco branquial; II: segundo arco branquial; III: tercer arco branquial; IV: cuarto arco branquial; V: quinto arco branquial. Embrión de *Gonatodes albogularis* en estadio 7. **(i, j)** Vista general, barra de escala 1.1 mm; **(k, l)** Detalle del surco neural, barra de escala 340 μm ; **(m, n)** Detalle de la región de los arcos branquiales, Barra de escala 310 μm ; **(h, i)** Detalle de la extremidad anterior, barra de escala 310 μm . dd, extremo distal de la extremidad anterior; e: ojo; h: corazón; op: vesícula ótica; me: mesencéfalo; pa: arcos branquiales; I: primer arco branquial; II: segundo arco branquial; III: tercer arco branquial; IV: cuarto arco branquial; V: quinto arco branquial; L: extremidades; nt: surco neural.

más oscura y los bordes de la pupila son más redondos y definidos (Fig. 3i,j). El surco neural empieza a cerrarse en la región posterior, manteniéndose abierto en la región cefálica (Fig. 3k,l). Los arcos branquiales cuatro y cinco se fusionan, mientras que los arcos uno y dos empiezan a hacerlo desde la zona ventral. Los esbozos de las extremidades tienen una forma deprimida con un borde distintivo en su zona más distal (AER, *apical epidermic ridge* o cresta epidérmica apical), siendo las anteriores un poco más largas que las posteriores (Fig. 3o,p). La cola es más larga y delgada y se curva en una vuelta completa (Fig. 3i,j).

Estadio ocho (31 DYH)

Observamos cinco embriones en estadio de organogénesis, cuyas LRC varían entre 6,2 mm y 6,78 mm, las LC entre 2,9 mm y 4,4 mm. Las LEA entre 0,9 mm y 1,3 mm, y las LEP entre 0,9 mm y 1,3 mm (Fig. 4a-h). Los surcos nasolabiales se ocultan en la zona más anterior de la cara del embrión, se

observa el alargamiento del proceso maxilar del primer arco branquial. La pigmentación en los ojos es completa y más oscura, especialmente en sus bordes y en el borde de las pupilas; la forma del ojo pasa a ser más elíptica que redondeada (Fig. 4a). El tubo neural permanece abierto en la región cefálica anterior al bulbo mesencéfalo (Fig. 4c,d) y está cerrado en toda la región del tronco. La punta anterior del proceso maxilar se localiza por delante del borde anterior del ojo. El surco en la protuberancia frontonasal comienza a cerrarse entre sí y unirse con el proceso maxilar. Las hendiduras branquiales comienzan a fusionarse, siendo notables en esta etapa dos arcos branquiales, con el primero de ellos se inicia un proceso de alargamiento bajo la cabeza para la formación de la mandíbula inferior. Las vesículas óticas están aún más ocultas (Fig. 4e,f). El corazón empieza a ocultarse en la cavidad torácica del embrión (Fig. 4e,f). Las cuatro extremidades se alargan respecto al estadio anterior, pero tienen aproximadamente el mismo tamaño entre sí. Se evidencian el estilopodio, zeugopodio y autopodio en el

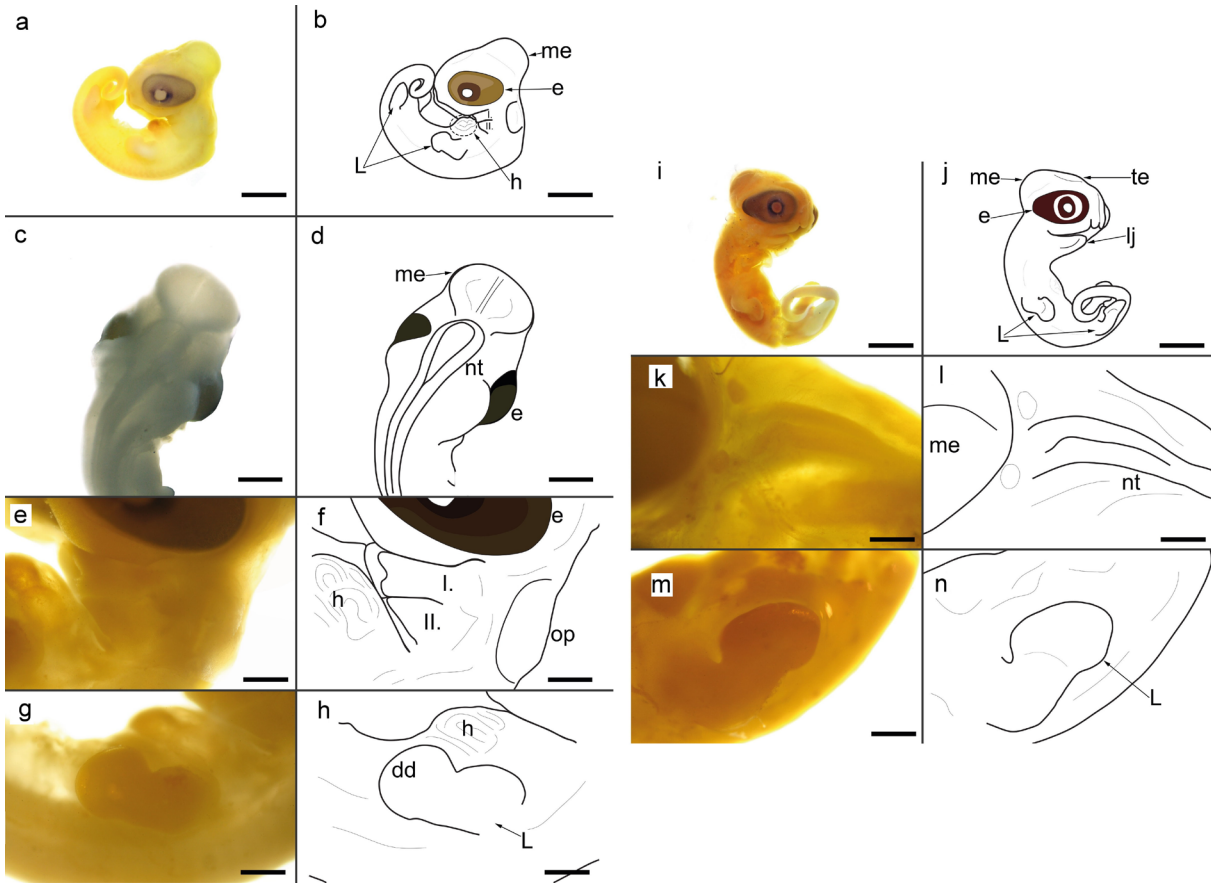


Figura 4. Embrión de *Gonatodes albogularis* en estadio 8. (a, b) Vista general, barra de escala 1.2 mm; (c, d) Fotografía del surco neural, barra de escala 720 μ m; (e, f) Detalle de la región de los arcos branquiales, barra de escala 310 μ m; (g, h) Detalle de la extremidad anterior, barra de escala 310 μ m. dd: paleta digital; e: ojo; h: corazón; L: extremidades; me: mesencéfalo; nt: surco neural; op: vesícula ótica; I: primer arco branquial; II: segundo arco branquial. Embrión de *Gonatodes albogularis* en estadio 9. (i, j) Vista general, barra de escala 1.6 mm. (k, l) Detalle de la región del tubo neural cerrándose en la región cefálica posterior, barra de escala 310 μ m; (m, n) Detalle de la extremidad anterior, barra de escala 310 μ m. e: ojo; me: mesencéfalo; L: extremidades; lj: mandíbula inferior; nt: tubo neural; te: telencéfalo.

esbozo de los miembros y se notan los codos y rodillas entre estilopodio y zeugopodio; se forma la paleta digital en el autopodio como un aplanamiento con forma de semicírculo (Fig. 4g,h).

Estadio nueve (32 y 33 DYH)

Un embrión en organogénesis cuya LRC es de 8,8 mm, LC 5,3 mm, LEA 1,3 mm y LEP 1,3 mm (Fig. 4i-n). Posterior al mesencéfalo, el tubo neural se ha cerrado completamente (Fig. 4k,l), mientras que anteriormente se observa el telencéfalo (Fig. 4i,j). Los ojos aumentan de tamaño y oscurecen su pigmentación, particularmente en su zona posterior que corresponde al epitelio retinal pigmentado, esta zona se ve extendida posteriormente de manera que el ojo toma forma ovoide (Fig. 4i,j). El surco en la protuberancia frontonasal permanece, aunque parece menos profundo respecto al estadio anterior. Las vesículas óticas ya no son visibles (Fig. 4i,j). El corazón está mayormente oculto en la cavidad torácica, aunque aún es ligeramente visible a través de los tejidos que lo recubren (Fig. 4i,j). Todas las hendiduras faríngeas

cerradas y no se observan arcos faríngeos con excepción de los derivados del primer arco. En el extremo distal de los esbozos de los miembros anteriores, la muñeca se marca mucho más, separando claramente el disco digital del resto de la extremidad (Fig. 4g,h).

Estadio diez (34 DYH)

Tres embriones en estadio de organogénesis que tienen entre 6,5 mm y 8,6 mm de LRC, de LC entre 4,6 mm y 6,6 mm, de LEA entre 1,6 mm y 2,2 mm, y de LEP entre 1,6 mm y 2,2 mm (Fig. 5a-d). El telencéfalo aumenta ligeramente su tamaño. Los ojos están casi completamente pigmentados de un color café oscuro a negro, aunque es notable un anillo sin pigmentar que rodea la pupila, la cual a su vez no presenta pigmentos. Se inicia la formación del párpado desde los bordes hacia la pupila, particularmente recubre la parte posterior del ojo (Fig. 5a,b). La protuberancia frontonasal está finalmente unida completamente al cerrarse el surco que se formaba allí y visible aún en el estadio anterior, se observan las invaginaciones nasales sutiles. Una ligera

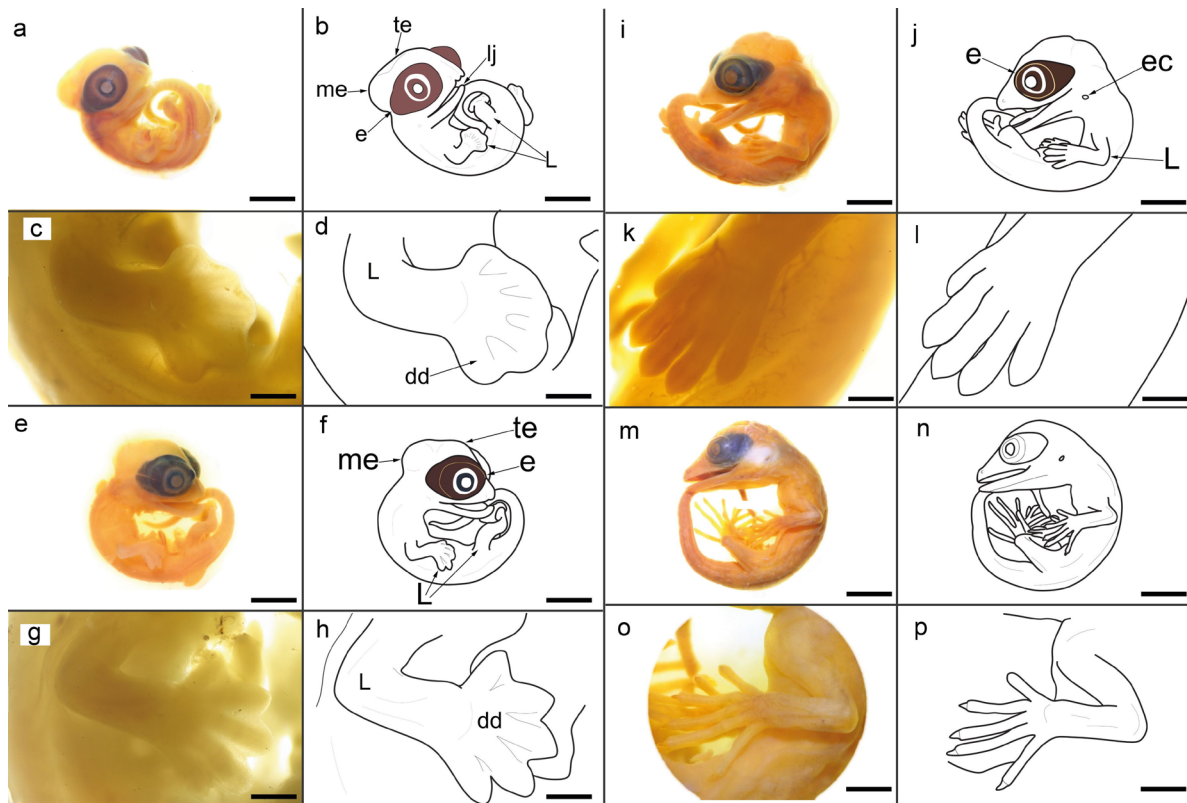


Figura 5. Embriones de *Gonatodes albogularis* en estadios 10 y 11. **(a, b)** Estadio 10, vista general, barra de escala 1,5 mm; **(c, d)** Detalle de la extremidad anterior, barra de escala 310 μ m; **(e, f)** Estadio 11, vista general, barra de escala 1.5 mm; **(g, h)** Detalle de la extremidad anterior, barra de escala 310 μ m. dd: paleta digital; e: ojo; L: extremidades; lj: mandíbula inferior; me: mesencéfalo; te: telencéfalo. Embriones de *Gonatodes albogularis* en estadio 13 y 14. **(i, j)** Estadio 13, vista general, barra de escala 1,6 mm; **(k, l)** Detalle de la extremidad anterior, barra de escala 310 μ m; **(m, n)** Estadio 14, vista general, barra de escala 1,6 mm; **(o, p)** Detalle de la extremidad anterior, barra de escala 310 μ m. dd: paleta digital; e: Ojo; ec: canal auditivo; me: mesencéfalo; L: extremidades; te: Telencéfalo.

depresión en el tejido posterior a la boca corresponde con el esbozo de los canales auditivos. El proceso maxilar se extiende ligeramente en la región frontonasal, donde se empiezan a marcar ligeras depresiones, que se abrirán en las narinas (Fig. 5a,b). El extremo del proceso mandibular se extiende hacia, pero no alcanza el punto de oclusión de la mandíbula superior. El corazón está oculto en la cavidad torácica, los esbozos genitales son apreciables en la región cloacal. En el autopodio los cinco dígitos están marcados y el tejido interdigital empieza a recortarse ligeramente, de manera que el borde de la placa digital es sinuoso (Fig. 5c,d).

Estadio 11 (34 DYH)

Dos embriones en organogénesis con LRC de 7,5 mm y 8,3 mm, LC de 4,9 mm y 5,3 mm, LEA de 1,8 mm y 2,1 mm y LEP 1,5 mm y 2,1 mm respectivamente (Fig. 5e-h). El telencéfalo aumenta su tamaño (Fig. 5e,f). Los párpados aumentan ligeramente su área. Los bordes de los procesos mandibulares alcanzan el punto de oclusión de la mandíbula superior de manera que finalmente los dos procesos mandibulares y maxilares tienen una longitud similar. También es visible la lengua en la boca del embrión. En el autopodio,

los valles interdigitales, en los cuales el tejido interdigital empieza a desaparecer, se hacen mucho más notables y profundos, así el borde es más sinuoso de manera que el extremo de los dígitos adquiere forma triangular (Fig. 5g,h).

Estadio 12 (35 DYH)

Dos embriones en organogénesis con LRC de 9,7 mm y 8 mm, la LC 5,4 mm y 4,5 mm, la LEA 2,8 mm y 2,75 mm y la LEP 2,4 mm y 2,5 mm. Los párpados se hacen más gruesos. La mandíbula inferior se alarga y sobresale a la mandíbula superior. El tejido interdigital continúa desapareciendo, y en esta etapa está llegando hasta el punto medio de la longitud de los dígitos; no ocurren otros cambios importantes en las extremidades. En este estadio se hacen visibles los hemipenes, ventralmente y entre las dos extremidades posteriores.

Estadio 13 (36 DYH)

Cuatro embriones en organogénesis LRC entre 9,8 mm y 11,3 mm, LC entre 6,6 mm y 8,9 mm, LEA entre 2,8 mm y 3,1 mm y LEP entre 2,9 mm y 4,2 mm (Fig. 5i,l). El rostro se extiende anteriormente, lo que le da una apariencia más esbelta a la cabeza que en estadios anteriores (Fig. 5i,j). El

mesencéfalo y telencéfalo empiezan a embeberse en la cavidad craneal, lo que les da la apariencia de ser más pequeños que en estadios anteriores. En los ojos, los párpados se extienden llegando a la pupila, donde el tejido es más grueso que en el resto. La mandíbula inferior tiene longitud similar a la mandíbula superior. Las depresiones que darán origen a los canales auditivos se hacen más profundas y notorias en su ubicación, posterior y dorsal a comisura de la boca (Fig. 5i,j). El tejido interdigital desaparece completamente en las extremidades, por lo cual cada dígito está libre; sin embargo, el extremo de los dígitos aún mantiene la forma triangular (Fig. 5k,l).

Estadio 14 (37 DYH)

En este estadio fueron observados diez embriones en fase fetal o estadio de crecimiento, la LRC varía entre 10,2 mm y 15,2 mm, la LC entre 8,8 mm y 13,5 mm, la LEA entre 4 mm y 5,8 mm y la LEP entre 4,4 mm y 5,5 mm (Fig. 5m,p). Tanto los bulbos del mesencéfalo como los del telencéfalo se terminan de ocultar en la cavidad craneal y son apenas perceptibles en la zona dorsal de la cabeza. El rostro se elonga formando el hocico y la cabeza es aún más esbelta que en el estadio anterior. Los párpados se ven más gruesos, en especial sobre la pupila (Fig. 5m,n). Los canales auditivos se hacen aún más profundos, aunque aún no se abren. En las extremidades el cambio más notable es la aparición de las garras en el extremo distal de los dígitos (Fig. 5o,p). En este estadio es posible observar pigmentación oscura y esparcida en diferentes zonas del dorso, particularmente en la

protuberancia frontonasal, sobre la región posterior de la cabeza, en el tronco y en los dedos (Fig. 5m,o).

Estadio 15 (38 DYH)

Seis embriones en crecimiento, con LRC entre 11,1 mm y 14,9 mm, LC entre 10,5 mm y 14,4 mm, LEA entre 4,5 mm y 6,8 mm y LEP entre 6,2 mm y 6,6 mm (Fig. 6a-d). En el rostro las narinas están formadas y cubiertas por una capa de tejido. En los ojos los párpados completan en extensión, y ya no se observa la extensión posterior típica de los anteriores estados, por lo que el ojo tiene ahora apariencia redonda y oscura. Posteriormente a la boca, el canal auditivo de forma elipsoidal está abierto (Fig. 6a). Las extremidades tienen garras translúcidas (Fig. 6b). Los pigmentos cutáneos se extienden por todo el dorso del embrión, incluyendo la cabeza, la cola y las extremidades; la pigmentación consiste mayormente de puntos oscuros, concentrados en algunas partes del cuerpo, pero sin seguir ningún patrón discernible aún. Por toda la epidermis del embrión es posible observar la diferenciación de las escamas, éstas cubren principalmente el dorso de las extremidades y de la cabeza (Fig. 6a,b). Se observan surcos profundos y elevaciones cutáneas, en las extremidades se observa claramente escamas en forma de gránulos demarcados por los surcos.

Estadio 16 (39 DYH)

Cinco embriones en crecimiento, con LRC entre 13,5 mm y 15,05 mm, LC entre 15,9 mm y 17,7 mm, LEA entre 5,9 mm y 7 mm y LEP entre 6,4 mm y 8,4 mm (Fig. 6e,h). Las

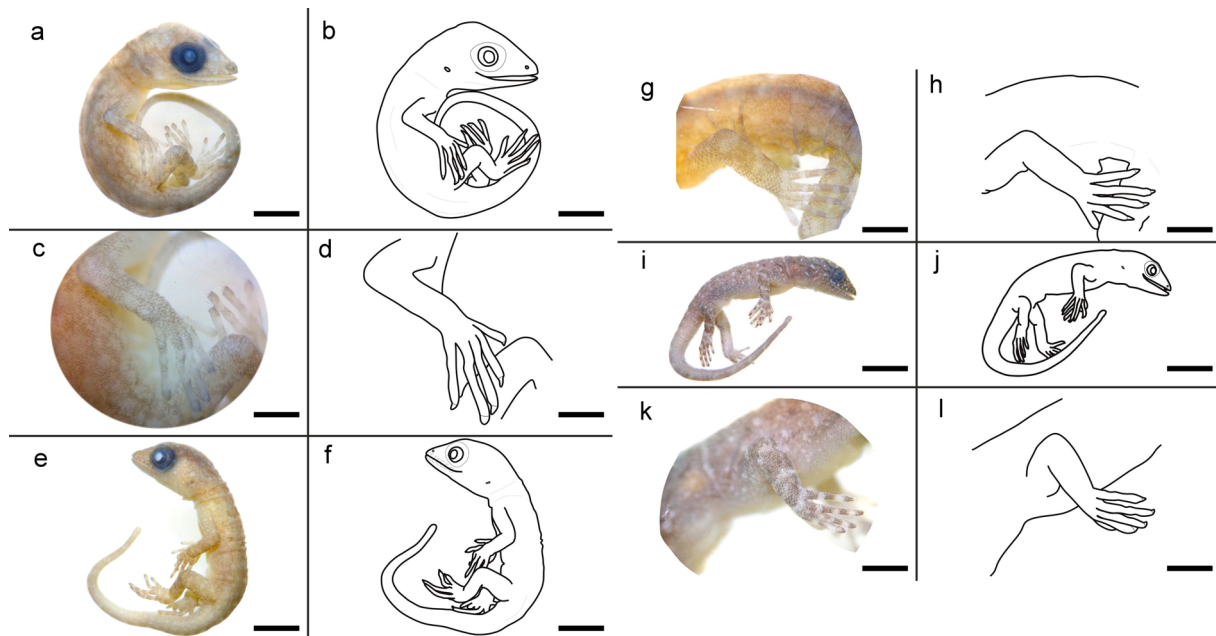


Figura 6. Embriones de *Gonatodes albogularis* en estadios 15 a 17. (a, b) Estadio 15, vista general, barra de escala 2,4 mm; (c, d) Estadio 15, detalle de la extremidad anterior, barra de escala 1,2 mm; (e, f) Estadio 16, vista general, barra de escala 3,5 mm; (g, h) Estadio 16, detalle de la extremidad anterior, barra de escala 1,5 mm; (i, j) Estadio 17, vista general, barra de escala 5 mm; (k, l) Estadio 17, detalle de extremidad anterior, barra de estadio 1,7 mm.

escamas terminan su desarrollo, adquieren su apariencia de pequeños granos y se extienden por todo el cuerpo, incluyendo alrededor de los ojos y las extremidades. Son destacables y diferentes las escamas labiales, las cuales son planas, tienen forma rectangular y son más grandes que las demás escamas y las escamas sobre los dígitos que son de forma trapezoidal. Las escamas se pigmentan siguiendo el patrón de coloración que tendrán los individuos juveniles (Fig. 6e,g).

Estadio 17 (40 DYH)

Ocho embriones en pre-eclosión con LRC entre 11,9 mm y 16,9 mm, LC entre 12,9 mm y 19,7 mm, LEA entre 4,6 mm y 7,1 mm y LEP entre 6,2 mm y 8,7 mm (Fig. 6 i, l). En la mandíbula superior, bajo el labio, se forma el diente del huevo, el cual presenta una forma de “m” invertida y es de pequeño tamaño. El embrión ya alcanza la morfología típica de los individuos juveniles de la especie con las escamas completamente desarrolladas, la coloración que tendrá al eclosionar y durante su etapa juvenil (ya que la coloración varía al alcanzar la madurez sexual y hay dimorfismo sexual marcado por coloración en esta especie). El dorso del cuerpo, incluyendo el dorso de extremidades, cabeza y cola adquiere diversos tonos de gris oscuro, gris claro y marrón claro, así como manchas blancas a lo largo de la cabeza, extremidades, dorso y cola (Fig. 6i,k). Toda la región ventral es de color blanco crema.

DISCUSIÓN

El plan corporal general (*bauplan*) de Gekkota se considera similar a la forma ancestral de los escamados (Conrad, 2008); sin embargo, se han descrito algunas características derivadas y convergentes en este grupo, por ejemplo, la presencia de almohadillas digitales (Russell y Gamble, 2019) o una pupila relativamente más grande (Guerra-Fuentes *et al.*, 2014). Algunos otros caracteres del desarrollo son considerados gecko-específicos (Andrews *et al.*, 2013); sin embargo, se ha observado que, con más especies estudiadas, los tiempos relativos de aparición y desarrollo de éstos y otros caracteres de su plan corporal pueden variar mucho entre especies (Griffing *et al.*, 2019).

Los huevos de cáscara dura son característicos de tres familias de geckos (Gekkonidae, Phyllodactylidae y Sphaerodactylidae Noro *et al.*, 2009; Khannoon, 2015; Choi *et al.*, 2018) y de arcosauromorfos (Packard *et al.*, 1982), y difieren con la mayor parte de los escamados que presentan una cáscara blanda (Sanger *et al.*, 2008; Choi *et al.*, 2018;). El tamaño de los huevos de la población estudiada es similar al reportado para una población en cautiverio (González y Rodríguez, 2013), sugiriendo que es una característica que no varía apreciablemente en la especie, así como tampoco varía el tamaño de postura (un huevo por postura), típico del género y dentro de la familia (Vanzolini, 1980; Oda, 2004; Mesquita y Colli, 2010). Además, el tamaño de

postura fijo es una característica del clado Gekkota (Vitt, 1986; Selcer, 1990; Kratochvíl y Frynta, 2006; Mesquita y Colli, 2010).

La presencia de nidos comunales para esta especie (Serrano-Cardozo *et al.*, 2007; Carvajal-Ocampo *et al.*, 2019) y otras especies de geckos (Vitt, 1986; Oda, 2004; de Oliveira *et al.*, 2015) y lagartos (Burger y Zappalorti, 1991; Shine, 1999; Radder y Shine, 2007; Doody *et al.*, 2009; Ramos-Pallares *et al.*, 2013) es una estrategia recurrente en estos clados; esto permite, dado su tamaño de postura y la actividad anual reproductiva de esta especie (Serrano-Cardozo *et al.*, 2007), que una vez se localiza un nido comunal, se encuentren huevos con diferentes estadios de desarrollo, tanto de una misma hembra (posturas repetidas en el nido) como de diferentes hembras. Por lo tanto, es posible tener series de desarrollo en campo sin necesidad de obtención y mantenimiento en el laboratorio, lo cual suele ser dispendioso y no siempre exitoso.

Dentro de la familia, Werner (1971) realizó un primer acercamiento a la asignación de etapas del desarrollo embrionario en geckos, incluyendo *Sphaerodactylus argus* al que asigna 12 estadios de desarrollo en una gráfica, sin embargo, al no ser su objetivo, estos estadios no están definidos ni descritas sus características, aunque sí fueron asignados a estados similares al comparar con los estandarizados de DYH. Para *G. albogularis* describimos 16 estadios post-oviposición.

De otro lado, para tres especies de geckos se han descrito tablas de desarrollo posterior a la oviposición; en ellas el número de estadios descritos varía: en *T. annularis* 11 (Khannoon, 2015), en *P. picta* 27 (Noro *et al.*, 2009) en *E. macularius* 15 estadios del desarrollo (Wise *et al.*, 2009), y 16 estados en *Lepidodactylus lugubris* (Griffing *et al.*, 2019). En otros escamados esta variación en el número de estadios post-oviposición también es observable, para algunos lagartos como *Calotes versicolor* (Agamidae, Daudin, 1802) y *Anolis sagrei* (Anolidae, Duméril y Bibron, 1837) se tienen tablas de 16 y 19 estadios respectivamente (Muthukkaruppan *et al.*, 1970; Sanger *et al.*, 2008).

En los gimnophthalmidos *Nothobachia ablephara* (Gymnophthalminae, Rodrigues, 1984) y *Calyptommatius sinebrachiatus* (Gymnophthalminae, Rodrigues, 1991) se describieron nueve y 12 estadios respectivamente (Roscito y Rodrigues, 2012) y 14 estadios en *Anadia bogotensis* (Cercosaurinae, Peters, 1863) por Jerez *et al.* (2020). Por otro lado, en otros escamados como la serpiente *Psammodphis sibilans* (Psammophiidae, Linnaeus, 1758) la tabla de desarrollo describe un total de diez estadios (Khannoon y Zahradnicek, 2017) y en *Iguana iguana* (Iguanidae, Linnaeus, 1758) son descritos 17 estadios (Lima *et al.*, 2018). Fabrezi *et al.* (2017) revisaron en la Tabla 2 las especies que hasta el momento contaban con información disponible en formato tablas de desarrollo para todo Sauropsida. Esta variedad en el número de estados refleja una de las grandes dificultades de la comparación de tablas de desarrollo, pues los diferentes números de estadios dificultan la realización de

comparaciones entre estadios equivalentes (Hubert, 1985; Fabrezi *et al.*, 2017). Los estadios de desarrollo son clasificaciones artificiales basadas en cambios morfológicos en los embriones, que varían de acuerdo con los criterios usados por los investigadores; estos cambios, además, no siempre mantienen una secuencia común, pues los caracteres pueden no desarrollarse de manera simultánea o en orden similar entre diferentes especies de escamados (Andrews *et al.*, 2013) (Tabla 1). El trabajo de Werneburg (2009), sin embargo, estandarizó los caracteres más importantes para hacer comparaciones entre especies de vertebrados por lo que nos permite describir series de desarrollo en una especie o documentar la variabilidad intra e interespecífica.

El estado de desarrollo al momento de la oviposición también varía entre reptiles escamados. Muchas especies ovíparas de escamados con huevos de cáscaras blandas tienen su postura en el estadio 30 DYH que corresponde al inicio del desarrollo de los miembros (Muthukkaruppan *et al.*, 1970; Mathies y Andrews, 1999; Sanger *et al.*, 2008; Roscito y Rodrigues, 2012; Lima *et al.*, 2018). Sin embargo, se ha visto que el estadio a la oviposición tiende a ser más temprano y variable en geckos dada la naturaleza de la cáscara dura de sus huevos (Noro *et al.*, 2009; Wise *et al.*, 2009; Khannoon, 2015). Así, por ejemplo, la oviposición en *T. annularis* (Phyllodactylidae), *L. lugubris* (Gekkonidae) y *E. macularius* (Eublepharidae) ocurre en estadios más avanzados que en *G. albogularis*, los esbozos de las extremidades y los arcos branquiales están iniciando su formación, mientras que la fisura coroidea en los ojos empieza a cerrarse (características propias de estadios 27-29 DYH). En *P. picta* (Gekkonidae) la oviposición es más temprana, similar a *G. albogularis*, en un estadio en el que el corazón es visible, el ojo está aún poco desarrollado y no hay yemas de miembros (estadio 23 DYH), sin embargo y a diferencia de *G. albogularis*, en embriones de *P. picta* son visibles de uno a tres arcos branquiales (Noro *et al.*, 2009). El tipo de cáscara puede estar relacionada con el estado de desarrollo al momento de la oviposición; de hecho, se ha visto que en escamados no geckos la extensión del desarrollo intrauterino de los embriones está negativamente correlacionada con el grosor de la cáscara del huevo (Qualls *et al.*, 1995; Smith and Shine, 1997; Heulin *et al.*, 2002). Así, en las especies ovíparas de escamados con huevos de cáscara blanda se puede extender la oviposición a estados más tardíos (incluso a estadios tan avanzados como el 36-39DYH para especies de clados con especies vivíparas, Mathies and Andrews, 1996; Calderón-Espinosa *et al.*, 2006), mientras que como ya se dijo, los geckos con cáscaras duras tienen embriones en estados más tempranos a la oviposición, durante la organogénesis temprana (Andrews, 2004).

A partir de este momento la heterocronía en el desarrollo de los caracteres morfológicos de los geckos estudiados es evidente (Tabla 1), con procesos que suceden más temprano en *G. albogularis* respecto de otras especies de geckos, como la formación de los cinco arcos branquiales y la primera

aparición de pigmentación en los ojos, mientras que otras características se dan más tarde, como la formación de las garras y la aparición de los esbozos de las escamas. En general, tanto el estadio particular donde surgen los caracteres, como la duración de las secuencias de desarrollo de las principales estructuras no son homogéneas y varían para cada especie (Tabla 1). Estas variaciones en el momento y duración del desarrollo también son notables en otras especies de lagartos (Muthukkaruppan *et al.*, 1970; Sanger *et al.*, 2008).

Otras diferencias notables entre *G. albogularis* y otras especies de geckos incluyen el número de arcos branquiales que se forman, con cinco en *G. albogularis* y en los geckos *P. pictus* y *E. macularius*, *L. lugubris* (Noro *et al.*, 2009; Wise *et al.*, 2009; Griffing *et al.*, 2019), mientras que son cuatro en el gecko *T. annularis* (Khannoon, 2015). El desarrollo de los ojos es concordante con lo reportado para la especie y la familia Sphaerodactylidae (Guerra-Fuentes *et al.*, 2014). Se evidenció, como ya había sido descrito para esta especie y otras de la familia por estos autores, que la pigmentación del ojo forma en estados post-oviposición una extensión ovoide posterior (epitelio pigmentado de la retina) que crea la apariencia de una máscara de bandido en el embrión y se transforma progresivamente en el desarrollo a una forma esférica, patrón descrito para especies de esta familia y diferente del patrón de otros escamados (Guerra-Fuentes *et al.*, 2014). Aunque el proceso de desarrollo de los ojos es en general común entre las especies de lagartos, el patrón de desarrollo de la pigmentación de los ojos varía entre las diferentes especies (Dufaure y Hubert, 1961; Muthukkaruppan *et al.*, 1970; Sanger *et al.*, 2008; Noro *et al.*, 2009; Wise *et al.*, 2009; Roscito y Rodrigues, 2012; Khannoon, 2015; Khannoon y Zahradnicek, 2017; Lima *et al.*, 2018).

Igualmente, la secuencia de desarrollo de las extremidades es concordante con lo reportado anteriormente para la especie (Leal *et al.*, 2010), siguiendo el patrón común con otros escamados (Dufaure y Hubert, 1961; Muthukkaruppan *et al.*, 1970; Sanger *et al.*, 2008; Noro *et al.*, 2009; Wise *et al.*, 2009; Khannoon y Zahradnicek, 2017; Lima *et al.*, 2018), siendo las mayores diferencias encontradas con respecto a aquellos lagartos que sufren reducciones en sus miembros, como la regresión de las garras en *T. annularis* (Khannoon, 2015) y de las extremidades en los gimnophthalmidos estudiados (Roscito y Rodrigues, 2012), en los que el proceso de regresión ocurre tras desarrollarse parcialmente estas estructuras.

De igual manera, el estadio de desarrollo de la escamación en relación con la pigmentación varía entre especies. En *G. albogularis* la pigmentación empieza a ser notable antes que se formen los esbozos de las escamas, este mismo orden ocurre en otras especies de escamados como *A. sagrei*, *I. iguana* y *Z. vivipara* (Dufaure y Hubert, 1961; Sanger *et al.*, 2008; Lima *et al.*, 2018). Por el contrario, en especies de gimnophthalmidos como *N. ablephara*, *C. senebrachiatatus* y la serpiente *P. sibilans* los esbozos de las escamas aparecen antes que

la pigmentación (Roscito y Rodrigues, 2012; Khannoon y Zahradnick, 2017), como sucede en otras especies de geckos (Tabla 1). Los dientes del huevo se desarrollan en *G. albogularis* en el último estado de desarrollo antes de la eclosión y son visibles externamente. Por el contrario, no son visibles en ninguno de los estadios embrionarios de *L. lugubris* (Griffing *et al.*, 2019), aunque pueden verse con tinción diferencial en los estados pre-eclosión de varias especies de este género (Kluge, 1968) y, de hecho, se les considera un carácter compartido por el clado Gekkota (Rösler, 2001).

Se puede concluir que el desarrollo embrionario de *G. albogularis* es similar y comparable al desarrollo de otros geckos y escamados, pero con diferencias en la secuencia y tiempo relativo de desarrollo de algunas de las características de la morfología externa y en los patrones del desarrollo de la pigmentación ocular. Destacamos el establecimiento del estadio a la oviposición para esta especie, el cual es temprano cuando se compara con geckos de otras familias y el resto de los escamados, y se relaciona con el tipo de cáscara que es característico de este grupo.

Con la tabla de desarrollo presentada en este estudio se pretende proveer información base para la ejecución futura de otros análisis en biología del desarrollo de estructuras particulares de interés, tomando esta especie como modelo de estudio para la familia, considerando que tiene una distribución geográfica amplia, una alta fecundidad, nidos comunales y poblaciones abundantes.

PARTICIPACIÓN DE AUTORES

FMS-M: trabajo de campo y práctico, registro de resultados, análisis de datos y construcción y redacción del documento inicial, MPR-P: análisis de datos y resultados, revisión y estructuración del manuscrito en su versión final. Los dos autores aprobaron la versión final.

AGRADECIMIENTOS

Agradecemos a E. Meneses Pelayo por su invaluable ayuda en el campo y manejo de especímenes, a F. Fonseca por su acompañamiento en el Laboratorio. El Grupo de Estudios en Biodiversidad apoyó y financió la realización de este trabajo.

CONFLICTO DE INTERESES

Los autores confirman que no presentan conflicto de intereses.

REFERENCIAS

Andrews, R. M. (2004). Embryonic development. In Deeming D. C. (ed.). *Reptilian Incubation: Environment, Evolution, and Behaviour*. Nottingham University Press, Nottingham, pp. 75–102.

- Andrews, R. M., Brandley, M. C. and Greene, V. W. (2013). Developmental sequences of squamate reptiles are taxon specific. *Evolution and Development*, 15(5), 326-343. <https://doi.org/10.1111/ede.12042>
- Burger, J. and Zappalorti, R. T. (1991). Nesting behavior of pine snakes (*Pituophis m. melanoleucus*) in the New Jersey Pine Barrens. *Journal of Herpetology*, 25(2), 152-160. <https://doi.org/10.2307/1564642>
- Calderón-Espinosa, M. L., Andrews, R. M. and Méndez de la Cruz, F. (2006). Evolution of egg retention in the *Sceloporus spinosus* group: exploring the role of physiological, environmental, and phylogenetic factors. *Herpetological Monographs*, 20(1), 147-158. [https://doi.org/10.1655/0733-1347\(2007\)20\[147:EOERIT\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1655/0733-1347(2007)20[147:EOERIT]2.0.CO;2)
- Carvajal-Ocampo, V. A., Ángel-Vallejo, M. C., Gutiérrez-Cárdenas, P. D. A., Ospina-Bautista, F. and Estévez Varón, J. V. E. (2019) A case of communal egg-laying of *Gonatodes albogularis* (Sauria, Sphaerodactylidae) in bromeliads (Poales, Bromeliaceae). *Herpetozoa* 32, 45-49. <https://doi.org/10.3897/herpetozoa.32.e35663>
- Choi, S., Han, S., Kim, N.-H. and Lee, Y.-N. (2018) A comparative study of eggshells of Gekkota with morphological, chemical compositional and crystallographic approaches and its evolutionary implications. *PLoS One*, 13(6): e0199496. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0199496>
- Conrad, J. L. (2008). Phylogeny and systematics of Squamata (Reptilia) based on morphology. *Bulletin American Museum of Natural History*, 310, 1-182. <https://doi.org/10.1206/310.1>
- de Oliveira, B. H. S., de Queiroz, R. N. M. and Mesquita, D. O. (2015). Communal nests and hatchling size of *Coleodactylus meridionalis* (Squamata: Sphaerodactylidae) in a Caatinga area, northeastern Brazil. *Herpetology Notes*, 8, 125-128.
- Doody, J. S., Freedberg, S. and Keogh, J. S. (2009). Communal egg-laying in reptiles and amphibians: Evolutionary patterns and hypotheses. *The Quarterly review of biology*, 84(3), 229-252. <https://doi.org/10.1086/605078>
- Dufaure, J. P. and Hubert, J. (1961). Table de développement du lézard vivipare-*Lacerta (Zootoca) vivipara* Jacquin. *Archives D Anatomie Microscopique Et De Morphologie Experimentale*, 50(3), 309.
- Dumeril, A. H. A. and Bibron, G. (1836). *Erpetologie generale: Ou, Histoire naturelle complete des reptiles* (Vol. 3). Roret.
- Fabrezi, M., Quinzio S. I., Cruz, J. C., Chuliver-Pereyra, M., Manzano, A., Abdala, V., Ponssa, M. L., Prieto, Y. and Goldberg, J. (2017). Forma, tamaño y tiempo en la ontogenia de Anfibios y Reptiles. *Cuadernos de herpetología* 31, 103-127.
- González, A. y Rodríguez, L. (2013). Reproducción en cautiverio de *Gonatodes albogularis fuscus* Hallowell, 1855 (Squamata: Sphaerodactylidae) en Cuba. *Revista Colombiana de Ciencia Animal-RECIA*, 5(1), 145-149. <https://doi.org/10.24188/recia.v5.n1.2013.478>

- Griffing, A. H., Daza, J. D., DeBoer, J. C. and Bauer, A. M. (2018). Developmental osteology of the parafrontal bones of the Sphaerodactylidae. *The Anatomical Record*, 301(4), 581-606. <https://doi.org/10.1002/ar.23749>
- Griffing, A. H., Sanger, T. J., Daza, J. D., Nielsen, S. V. Pinto, B. J., Stanley, E. L. and Gamble, T. (2019). Embryonic development of a parthenogenetic vertebrate, the mourning gecko (*Lepidodactylus lugubris*). *Developmental Dynamics*, 248(11), 1070-1090. <https://doi.org/10.1002/dvdy.72>
- Guerra-Fuentes, R. A., Daza, J. D. and Bauer, A. M. (2014). The embryology of the retinal pigmented epithelium in dwarf geckos (Gekkota: Sphaerodactylinae): A unique developmental pattern. *BMC Developmental Biology*, 14(1), 1-11. <https://doi.org/10.1186/1471-213X-14-29>
- Heulin, B., Ghielmi, S., Vogrin, N., Surget-Groba, Y. and Guillaume, C.-P. (2002). Variation in eggshell characteristics and in intra-uterine egg retention between two oviparous clades of the lizard *Lacerta vivipara*: insight into the oviparity-viviparity continuum in Squamates. *Journal of Morphology*, 252(3), 255-262. <https://doi.org/10.1002/jmor.1103>
- Hubert, J. (1985). *Embryology of the Squamata*. En "Biology of the Reptilia, Vol. 15" Ed by C Gans. John Wiley and Sons, New York.
- Jablonski, D. (2015). *Gonatodes albobularis*: Communal egg laying. *Mesoamerican Herpetology*, 2(2), 195-196.
- Jackson, K. (2002). Post-ovipositional development of the monocled cobra, *Naja kaouthia* (Serpentes: Elapidae). *Zoology*, 105(3), 203-214. <https://doi.org/10.1078/0944-2006-00077>
- Jerez, A., Bonilla-Garzón, A. y Castellanos, D. S. (2020). Estados de desarrollo en *Anadia bogotensis*: aportes a la comprensión de la evolución del plan corporal en Gymnophthalamoidea (Squamata). *Cuadernos de Herpetología*, 34, 1-12.
- Khannoon, E. R. (2015). Developmental stages of the climbing gecko *Tarentola annularis* with special reference to the claws, pad lamellae, and subdigital setae. *Journal of Experimental Zoology Part B: Molecular and Developmental Evolution*, 324(5), 450-464. <https://doi.org/10.1002/jez.b.22630>
- Khannoon, E.R. and Zahradnick, O. (2017). Postovipositional development of the sand snake *Psammophis sibilans* (Serpentes: Lamprophiidae) in comparison with other snake species. *Acta Zoologica*, 98(2), 144-153. <https://doi.org/10.1111/azo.12157>
- Kluge, A. G. (1968) Phylogenetic relationships of the gekkonid lizard genera *Lepidodactylus* Fitzinger, *Hemiphyllodactylus* Bleeker, and *Pseudogekko* Taylor. *Philippine Journal of Science* 95, 331-352.
- Kratochvíl, L. and Frynta, D. (2006). Body-size effect on egg size in eublepharid geckos (Squamata: Eublepharidae), lizards with invariant clutch size: Negative allometry for egg size in ectotherms is not universal. *Biological Journal of the Linnean Society*, 88(4), 527-532. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8312.2006.00627.x>
- Krysko, K. L. and Daniels, K. J. (2005). A key to the geckos (Sauria: Gekkonidae) of Florida. *Caribbean Journal of Science*, 41(1), 28-36.
- Leal, F., Tarazona, O. A. and Ramírez-Pinilla, M. P. (2010). Limb development in the gekkonid lizard *Gonatodes albobularis*: A reconsideration of homology in the lizard carpus and tarsus. *Journal of Morphology*, 271(11), 1328-1341. <https://doi.org/10.1002/jmor.10875>
- Lima, F. C., Py-Daniel, T. R., Sartori, M. R., Abe, A. S., Santos, O. P. dos, Freitas, L. M., Pereira, K. F. and Sebben, A. (2018). Developmental staging table of the green iguana. *Acta Zoologica*, 100(3), 232-244. <https://doi.org/10.1111/azo.12245>
- Mathies, T. and Andrews, R. M. (1999). Determinants of embryonic stage at oviposition in the lizard *Urosaurus ornatus*. *Physiological and Biochemical Zoology*, 72(6), 645-655. <https://doi.org/10.1086/316707>
- Mesquita, D. O. and Colli, G. R. (2010). Life history patterns in Tropical South American lizards: 47-71. En O. H. Gallegos, F. R. Méndez de la Cruz, Y J. F. M. Sanchez, (Eds.), *Reproducción en Reptiles: Morfología, Ecología y Evolución*. Universidad Autónoma del Estado de México, Toluca.
- Muthukkaruppan, V. R., Kanakambika, P., Manickavel, V. and Veeraraghavan, K. (1970). Analysis of the development of the lizard, *Calotes versicolor*. I. A series of normal stages in the embryonic development. *Journal of Morphology*, 130(4), 479-489. <https://doi.org/10.1002/jmor.1051300407>
- Noro, M., Uejima, A., Abe, G., Manabe, M. and Tamura, K. (2009). Normal developmental stages of the Madagascar ground gecko *Paroedura pictus* with special reference to limb morphogenesis. *Developmental Dynamics*, 238(1), 100-109. <https://doi.org/10.1002/dvdy.21828>
- Oda, W. Y. (2004). Communal egg laying by *Gonatodes humeralis* (Sauria, Gekkonidae) in Manaus primary and secondary forest areas. *Acta Amazonica*, 34(2), 331-332. <https://doi.org/10.1590/S0044-59672004000200020>
- Packard, M. J., Packard, G. C. and Boardman, T. J. (1982). Structure of eggshells and water relations of reptilian eggs. *Herpetologica*, 136-155.
- Peterka, M., Yves Sire, J., Hovorakova, M., Prochazka, J., Fougereol, L., Peterkova, R. and Viriot, L. (2010). Prenatal development of *Crocodylus niloticus niloticus* Laurenti, 1768. *Journal of Experimental Zoology Part B: Molecular and Developmental Evolution*, 314(5), 353-368. <https://doi.org/10.1002/jez.b.21335>
- Pyron, R. A., Burbrink, F. T. and Wiens, J. J. (2013). A phylogeny and revised classification of Squamata, including 4161 species of lizards and snakes. *BMC Evolutionary Biology*, 13(1), 1-54. <https://doi.org/10.1186/1471-2148-13-93>
- Qualls, C. P., Shine, R., Donnellan, S. and Hutchinson, M. (1995). The evolution of viviparity within the Australian

- scincid lizard *Lerista bougainvillii*. *Journal of Zoology* 237(1), 13–26. <https://doi.org/10.1111/j.1469-7998.1995.tb02742.x>
- Radder, R. S. and Shine, R. (2007). Why do female lizards lay their eggs in communal nests? *Journal of Animal Ecology*, 76(5), 881–887. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2656.2007.01279.x>
- Ramos-Pallares, E. P., Meza-Joya, F. L. and Ramírez-Pinilla, M. P. (2013). A case of communal egg laying in a population of *Cercosaura ampuedai* (Squamata: Gymnophthalmidae) in the Colombian Andes. *Herpetological Review* 44(2), 226–229.
- Rivero-Blanco, C. (1964). Una nueva especie del género *Gonatodes* Fitzinger (Sauria: Sphaerodactylidae) de Venezuela, con clave para las especies del país. *Acta Biológica Venezuelica*, 4, 169–184.
- Roscito, J. G. and Rodrigues, M. T. (2012). Embryonic development of the fossorial gymnophthalmid lizards *Nothobachia ablephara* and *Calyptommatus sinebrachiatus*. *Zoology*, 115(5), 302–318. <https://doi.org/10.1016/j.zool.2012.03.003>
- Rösler, H. (2001) Die Eizähne einiger Geckos (Reptilia: Gekkota). *Gekkota*, 3, 99–124.
- Russell, A. P. and Gamble, T. 2019. Evolution of the gekkotan adhesive system: does digit anatomy point to one or more origin? *Integrative Comparative Biology*, 59(1). <https://doi.org/10.1093/icb/icz006>.
- Sanger, T. J., Losos, J. B. and Gibson-Brown, J. J. (2008). A developmental staging series for the lizard genus *Anolis*: A new system for the integration of evolution, development, and ecology. *Journal of Morphology*, 269(2), 129–137. <https://doi.org/10.1002/jmor.10563>
- Selcer, K. W. (1990). Egg-size relationships in a lizard with fixed clutch size: Variation in a population of the Mediterranean gecko. *Herpetologica*, 46(1), 15–21.
- Serrano-Cardozo, V. H., Ramírez-Pinilla, M. P., Ortega, J. E. and Cortes, L. A. (2007). Annual reproductive activity of *Gonatodes albogularis* (Squamata: Gekkonidae) living in an anthropic area in Santander, Colombia. *South American Journal of Herpetology*, 2(1), 31–38. [https://doi.org/10.2994/1808-9798\(2007\)2\[31:ARAOGA\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.2994/1808-9798(2007)2[31:ARAOGA]2.0.CO;2)
- Smith, S. A. and Shine, R. (1997). Intraspecific variation in reproductive mode within the scincid lizard *Saiphos equalis*. *Australian Journal of Zoology*, 45(5), 435–445. <https://doi.org/10.1071/ZO97023>
- Shine, R. (1999). Egg-laying reptiles in cold climates: Determinants and consequences of nest temperatures in montane lizards. *Journal of Evolutionary Biology*, 12(5), 918–926. <https://doi.org/10.1046/j.1420-9101.1999.00093.x>
- Uetz, P., Freed, P., Aguilar, R. and Hošek, J. (10 de noviembre de 1995). *The Reptile Database*. Accessed August 17, 2021 from <http://www.reptile-database.org>
- Vanzolini, P. E. (1980). *Coleodactylus septentrionalis*, sp. n., with notes on the distribution of the genus (Sauria, Gekkonidae). *Papeis Avulsos De Zoologia (Sao Paulo)*, 34(1), 1–9. <https://doi.org/10.11606/0031-1049.1980.34.p1-9>
- Vitt, L. J. (1986). Reproductive tactics of sympatric gekkonid lizards with a comment on the evolutionary and ecological consequences of invariant clutch size. *Copeia*, 1986(3), 773–786. <https://doi.org/10.2307/1444960>
- Werner, Y. L. (1971). The ontogenic development of the vertebrae in some gekkonid lizards. *Journal of Morphology*, 133(1), 41–91. <https://doi.org/10.1002/jmor.1051330104>
- Werneburg, I. 2009. A standard system to study vertebrate embryos. *PLoS One* 4, e5887. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0005887>
- Wise, P. A., Vickaryous, M. K. and Russell, A. P. (2009). An embryonic staging table for *In Ovo* development of *Eublepharis macularius*, the leopard gecko. *The Anatomical Record*, 292(8), 1198–1212. <https://doi.org/10.1002/ar.20945>